

Tartu ülikool

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

Hanna Kaarin Hermlin

Võsu morfoloogilise plastilisuse mõju rohttaimede kooseksisteerimisele

Ökoloogia ning elustiku kaitse, 180EAP

Bakalaureusetöö

Juhendaja: prof Kristjan Zobel

Tartu 2017

Võsu morfoloogilise plastilisuse mõju rohttaimede koeksisteerimisele

Taimed kasvavad enamasti tihedas konkurents, võideldes omavahel valguse, vee ning toitainete omastamise pärast. Kuidas on võimalik pidevas üksteise ületrumpamises liigirikkust säilitada? Teoreetilistest arutluskäikudest ja katseliselt on selgunud, et oma roll elurikkuse säilitamisel on ka taimede võimel olla plastiline.

Käesolev uurimistöö selgitab taimede morfoloogilist plastilisust, mõtestab lahti koeksisteerimisteooria ning uurib, kuidas taimede morfoloogiline plastilisus mõjutab liikide-vahelist kooselu. Uurimistöö raames viisin läbi ka katse, mille eesmärk oli uurida erinevate plastilisuse näitajatega liikide omavahelist suhtlust.

Uurimistöös püstitasime koos juhendajaga hüpoteesi: suurem potis kasvavate liikide keskmine plastilisus viitab suuremale elurikkusele. Kuigi tulemused lükkasid hüpoteesi ümber, ilmnasid mitmed huvipakkuvad seosed teiste plastilisust hõlmavate parameetritega, näiteks potis kasvavate eri liikide plastilisuste vahe.

Märksõnad: morfoloogiline plastilisus, koeksisteerimise mehhanismid, elurikkus, ühtlus.

CERCS kood: B270- Taimeökoloogia

The effects of shoot morphological plasticity on species coexistence

Terrestrial plants often compete over light, water and nutrients. How is it possible to maintain species diversity in such a competitive world? Scientists have found both theoretically and experimentally, that plasticity plays its own part in maintaining species diversity.

This research gives an overview of shoot morphological plasticity, coexistence theory and examines how shoot morphological plasticity affects species coexistence. To add something new of its own, an experiment was conducted to find out how species that are different in their degree of plasticity affect inter-species interactions.

In this research, we have hypothesized that greater average plasticity within a pot refers to greater species diversity. Although our results disagreed with this hypothesis, many

interesting relationships were found with other parameters of plasticity, for example- differences in plasticity within a pot.

Keywords: morphological plasticity, species diversity, coexistence mechanisms, evenness.

CERCS Code: B270- Plant ecology

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	5
1.1 Mis on plastilisus?	5
1.2 Kas plastilisus soodustab või takistab taimede kooseksisteerimist?	8
1.3 Uurimusliku osa sissejuhatus	11
2. Materjal ja metoodika.....	12
3. Tulemused	14
4. Arutelu.....	19
Kokkuvõte.....	21
Summary	22
Tänuavaldused	23
Kasutatud kirjandus.....	24
Lisad.....	28

1. Sissejuhatus

Looduslik valik on üheks põhiliseks bioloogilist evolutsiooni juhtivaks teguriks, mille tulemusena jäävad ellu kõige kohasemad isendid. Üks viis, kuidas selgub kõige paremini kohastunud isend, on konkurents. Konkurents on üks levinuim biootilise interaktsiooni tüüp looduses (Keddy 1989), ning on väga oluline ka taimekooslustes, kus paiksed organismid võitlevad lokaalsete ressursside nimel. Kuidas aga on võimalik liikidel konkurentsetes oludes püsima jääda ning eluslooduse mitmekesisusel säilida?

Mitmekesisuse säilitamisele aitavad kaasa looduses välja kujunenud mitmed kooseksisteerimist soodustavad mehhanismid, mis suuremas pildis jagunevad kaheks-stabiliseeriv ja võrdsustav kooseksisteerimismehhanism. Stabiliseerivaks kooseksisteerimismehhanismiks on liikide nišierinevuste suurenemine. See tähendab, et liikide vajadused on piisavalt erinevad, et katta erinevaid ökoloogilisi nišše. Võrdsustav kooseksisteerimismehhanism töötab läbi liikide-vaheliste kohasuse erinevuse kahanemise. Konkureerivate liikide kohasused muutuvad võrdsemaks, mille tulemusena keegi neist ei domineeri (Chesson 2000).

Teooria ning eksperimentide läbi on mitmed autorid jõudnud järeldusele, et ka plastilisusel on oluline roll liikide kooseksisteerimises ja koosluste koostamise seaduspärades (ingl. *community assembly*) (Bradshaw 1965; Abrams 1995; Lepik et al. 2005; Burns ja Strauss 2012; Turcotte ja Levine 2016). Arvamus, kas plastilisus edendab või takistab taimede kooseksisteerimist, põhineb vastakatel tulemustel. Selle uurimistöö eesmärgiks on anda ülevaade plastilisuse ja elurikkuse vahelistest seostest ning selle raames viia läbi ka eksperiment, mille tulemused võivad tuua selgust taimede plastilisuse mõjust elurikkusele.

1.1 Mis on plastilisus?

Plastilisus on võime muutuda. Selles uurimistöös kirjeldatakse lähemalt taimede morfoloogilist plastilisust - taime võimet muuta oma morfoloogiat ehk väliskuju vastavalt keskkonnatingimustele (Lepik ja Zobel 2015). Signaal, mis plastilise vastuse esile kutsub võib olla näiteks temperatuurimuutus, valgustingimuste muutus või keskkonna keemilise koostise muutus (Turcotte ja Levine 2016). Paljud taimed on võimelised suurendama juurte biomassi toitainevaestes muldades, et ka kaugemal asuvaid toitaineid kasutada (Ericsson 1995).

Varjulises keskkonnas on plastilised taimed võimelised pikendama varsi ning suurendama lehepindala, et rohkem fotosünteesiliselt aktiivset päikese kiirgust omandada (Morgan ja Smith 1979). Nii vees kui ka maismaal kasvavatel taimedel on leitud võime kasvatada eri tüüpi lehti vee all ja vee kohal või maismaal. Veealused lehed on õhukesed, seal puuduvad kutiikula ja õhulõhed, sest need oleksid vee all kasutud. Vee kohal kasvavad lehed on paksemad, lehepinda kaitsva kutiikula ning õhulõhedega (Wells ja Pigliucci 2000).

Plastilisus varieerub liigiti, näiteks on keskmine teeleht (*Plantago media*) väga plastiline, samas kui värvi-paskhein (*Serratula tinctoria*) on praktiliselt mitteplastiline (Lepik 2005). Tegu võib olla suhteliselt uue oskusega, mis kõikidel liikidel ei esine (Bradshaw 1965), kuid põhjus võib olla ka selles, et plastilisus on teatud olukordades kasulik, teistes mitte. Seega võib plastilisus olla neutraalne, kasulik kuid ka kahjulik (Alpert ja Simms 2002). Taimel on kasulik olla plastiline, kui see tõstab taime kohasust. Kohasus (ingl. k- *fitness*) kirjeldab isendi sigimisedukust, sellest võib mõelda kui suhtelisest panusest järglaste saamisel. Kui isendi suguvõimeliseks saanud järglaste arv ületab populatsiooni keskmist, on isend edukas (Villems n.d.) Et plastilisus oleks kasulik, peavad täidetud olema mitmed järgnevad tingimused. Esiteks peab taime heaolu mõjutav keskkonnafaktor varieeruma mõõdukalt. Kui keskkonnafaktor muutub väga suures ulatuses, ei suuda taim muutustega pidevalt ega väga suures ulatuses kohaneda. Seevastu, kui keskkonnafaktor muutub väga väikeses ulatuses, tundub keskkond taimele alati ühtne ning võimel olla plastiline ei ole kasu (Wijesinghe ja Hutchings 1997). Teiseks, on kasulik olla plastiline, kui taim suudab keskkonnamuutustele reageerida kiiremini, kui keskkond muutub. Vastasel juhul võib juhtuda, et taim on keskkonnast alati üks samm tagapool ning taime fenotüüp ei sobitu keskkonnaga eal optimaalselt kokku. Kolmandaks, tasub olla plastiline, kui keskkonnatingimuste varieeruvus on suuresti ette ennustatav. Samas ei tohi keskkond olla täielikult ette ennustatav, sest kui keskkond on alati sama, on kasulikum omada fikseeritud fenotüüpi (Levins 1968). Plastilisus võib adaptiivne olla ka siis, kui keskmine toitainete kättesaadavus on suur, sest palju vabalt kättesaadavaid toitaineid võimaldab taimel pidevalt uueneda ning kiiremini kasvada (Chapin 1980). Lisaks võib plastilisus olla kasulik, kui plastiline vastus võib toimuda ka hilisemas arengustaadiumis ning kui plastiline vastus on tagasipööratav (Alpert ja Simms 2002). Morfoloogilise plastilisuse kahjulikkus väljendub ökoloogilises hinnas. Plastilisuse ökoloogiline hind ilmneb, kui fenotüüp ja keskkond ei sobitu ideaalselt kokku, mis väljendub suhteliselt madalamas kohasuses. Ökoloogiline hind on kõrge, kui taim ei suuda

keskkonnasignaale kiiresti reageerida või kui taim kasvab keskkonnas, milles muutused ei ole kergesti etteennustatavad. Kahju seisneb lõivsuhtes plastilisuse ja teiste taime kohasust tõstvate omaduste vahel. Nimelt nõuab võime olla plastiline taimelt teatud füsioloogilise aparadi töös hoidmist, sest taim peab igal hetkel olema võimeline keskkonnamuutusi tajuma ning sellele vastavalt enda ehitust reguleerima (Agrawal 2001).

Plastilisuse iseloomu põhjal võib plastilisuse jagada kolmeks: passiivne ehk näiv plastilisus, modulaarne plastiline vastus ning integreeritud plastiline vastus. Näiv plastilisus on pelgalt allomeetriline kasv ehk taimeorganite või -moodulite kasvamine erinevatel kiirustel ja seda ei tunnistata tihti plastilisusena. Modulaarne plastiline vastus tähendab plastilisust ühe organi või võsu piires, see väljendub kohaliku vohamisena või lokaalse füsioloogilise kohanemisena nagu näiteks valgus- ja varjulehtede teke. Integreeritud plastiline vastus on kõige komplekssem, hõlmates kogu taime. See sisaldab endas allomeetriatrajektoori muutust ja/või integreeritud füsioloogilist diferentseerumist (Weiner 2004). Allomeetrilise trajektoori muutus võimaldab taimel fotosüntaate erinevate organite kasvuks suunata; näiteks väga tihedalt külvatud taimed suunavad enim ressursse pikkuskasvu (Li et al. 2013). Integreeritud füsioloogiline diferentseerumine on näiteks kaugemal asuvatest taimeosadest pärineva signaali tõttu toimuvad muutused moodulite või organite kasvus. Integreeritud plastiline vastus eeldab taimeosade vahelist suhtlust (Weiner 2004).

Enamasti keskendutakse plastiliste organismide puhul ühepoolsele suhtlusele, aga oluline on ka retsiprookne ehk vastastikune plastilisus, suhtlus läbi ökoloogilise aja, mis võib kesta mõnest hetkest aastateni (Agrawal 2001). Näiteks suhtlevad omavahel liblikõielised taimed ja lämmastikku fikseerivad bakterid. Juured eritavad spetsiifilisi flavanoide, mis meelitavad ligi lämmastikku fikseerivaid baktereid. Bakterid eritavad mulda Nod-faktoreid, mis signaliseerivad taimi muutma enda juurestruktuuri, keerates juurekarvad bakterikogumite ümber ning moodustades tuubuleid, mille läbi saavad bakterid ja taimed toitaineid vahetada. Edasise retsiprookse signaliseerimise tulemusena selgub, kui suures ulatuses taim ja bakterid koostööd teevad ning omavahel ressursse vahetavad (Gage ja Margolin 2000). Retciprookne plastilisus võib esineda nii mutualistlikus kui ka antagonistlikus suhtes. Lisaks võib eeldada, et vastastikune plastilisus viib koevolutsioonini (Agrawal 2001).

1.2 Kas plastilisus soodustab või takistab taimede koeksisteerimist?

Et mõista, milliste mehhanismide läbi plastilisus taimede koeksisteerimist mõjutab, peaks esmalt seletama lahti ökoloogilise niši olemuse. Ökoloogiline nišš on organismi või liigi eripära ökosüsteemis. Nišši võib kirjeldada kui n-dimensionaalset ruumi, kus n tähistab erinevate ökoloogiliste faktorite (näiteks mulla niiskustase või fotosünteesiliselt aktiivse päikesekiirguse kättesaadavus) arvu, mis defineerivad organismi või liigi vajadusi (Hutchinson 1957). Ökoloogiline nišš jaguneb fundamentaalseks ning realiseerunud nišiks. Fundamentaalne nišš on kogu keskkonnatingimuste kompleks, milles organism on teoreetiliselt võimeline eksisteerima. Realiseerunud nišš on kitsam, tegelik nišš, mis arvestab ka konkurentsist tulenevaid kitsendusi (Griesemer 1992). Gause reeglist tulenevalt ei saa kaks liiki püsivalt koos eksisteerida, kui nende nišid ehk vajadused täielikult kattuvad. Kui kahe liigi ökoloogilised nišid on väga sarnased, sureb üks liikidest varem või hiljem välja (Gause 1934). Nišiteooria kohaselt peaks plastilisus taimede koeksisteerimist edendama, sest siis on erinevad konkureerivad liigid võimelised enda omadustelt rohkem erinevama, hõlmates eri nišše (Ashton et al. 2010). Plastilisus võib viia ka liigi niši laienemisele, mis võib tekitada ulatuslikuma liikide vahelise nišside kattuvuse, mis hoopiski raskendab liikide kooselu (Hart et al. 2016).

Koeksisteerimise teooria kohaselt on koeksisteerimine konkurentsi tulem, mis on määratud läbi kahe jõu vahekorra. Esiteks, stabiliseeriv, koeksisteerimist edendav jõud „nišside erinevuse suhteline tugevus“ ning teiseks, koeksisteerimist takistav jõud „keskmise liikidevaheline kohasuse erinevus“.

Nišside erinevuse suhteline tugevus on jõud, mis kirjeldab liikide nišside kokkulangevust- kui eri liikide nišside erinevuse suhteline tugevus on väike, kattuvad nende nišid ning konkurents on tugev (Hutchinson 1959). Kui stabiliseeriv nišside erinevuse suhteline tugevus liikide vahel on suur, tähendab see seda, et kahe liigi nišid on erinevad ehk nad hõlmavad eri nišše. Kuna sel juhul on eri liikide vajadused erinevad, on ka liikidevaheline konkurents väike ning omavaheline kooselu edeneb. Eri liikide nišside suure erinevuse korral domineerib liikidevahelise konkurentsi asemel hoopis liigisisene konkurents (Chesson 2000). Kui liigisisene konkurents on tugevam, kui liikidevaheline, saavad ka vähearvukad liigid püsima jääda (Turcotte ja Levine 2016). Vähearvukad liigid on vähearvukad tõenäoliselt selle tõttu, et nad on nõrgad liigisisesed konkurendid. Tugevad konkurendid suruvad lähestikku

kasvades enda liigi piires üksteist omavahelise konkureerimise tulemusena alla ning nende kohasus väheneb. Tugeva liigisisese konkurentsi tulemusena läheduses kasvavate teistest liikidest nõrkade konkureerijate kohasus kasvab ning nad saavad edukamalt kasvada (Stoll ja Prati 2001).

Keskmine liikidevaheline kohasuse erinevus põhineb samadel alustel, kui võrdsustav kooseksisteerimismehhanism. Liikidevahelised kohasuse erinevused on eelised ja puudused, mis liikidel üksteise suhtes esinevad ning järglaste edukust mõjutavad. Liikidevahelise kohasuse jõud on väike, kui liikide kohasused on väga sarnased. Liigid on omavahel konkureerimisvõimelt võrdsed ning kooselu jätkub stabiilsena. Plastilisus võib nõrgema konkurenti kohasuse tõsta tugevama konkurenti kohasusega samale tasemele. Kui koos kasvavad kaks erineva kohasusega liiki, jääb püsima kahest kohasem, vähemkohasem sureb varem või hiljem välja (Chesson 2000). Võime olla plastiline võib kooseksisteerimisvõimet halvendada, lubades dominantsetel liikidel olla veelgi konkurentsivõimelisemad ning nõrgemaid konkurente hõlpsamini välja tõrjuda (Ashton et al. 2010).

Kooseksisteerimise teooria kohaselt on kooselu stabiilne, kui stabiliseeriv nišside erinevuse suhteline tugevus ületab keskmist kohasuste erinevust. Kui see nii ei ole, siis liik, mille keskmine kohasus on madalam, kaob. Selleks, et teada kuidas plastilisus kooselu mõjutab, peab mõistma ja arvestama plastilisuse mõju mõlemale jõule. Kahjuks ei ole läbi kooseksisteerimise teooria lihtne taimede elurikkust uurida, sest taimede morfoloogilised muutused võivad mõjutada nii nišside kui ka kohasuste vahelisi erinevusi keerukatel ja ootamatutel viisidel. Taimede teatud omadused on seotud paljude parameetritega, mis mõjutavad nii nišierinevusi kui ka kohasuste erinevusi samaaegselt (Turcotte ja Levine 2016). Tihti võidakse taimeomaduste muutuseid pidada tekkinud nišierinevuseks, kuigi tegelikkuses on tegu kohasuse erinevusega. Näiteks juurestiku sügavuse muutumine ei näitagi nišierinevusi, vaid ennustab hoopis kohasuste erinevust (Kraft et al. 2015).

Kooseksisteerimise teooria keerukust ja tulemuste ennustamise komplitseeritust iseloomustavad mitmed eksperimendid, kus saadud tulemused kirjeldavad mitme kooseksisteerimise mehhanismi samaaegset esinemist. Liigirikkuse suurenedes sõnajalgade teatud omadused viivad divergeerumisele ja seega nišside eristumisele. Nimelt muutusid roomava kasvuvormiga liikide lehed lühemaks ning rosetina kasvavate liikide lehed pikenesid. Samas viitasid teised sõnajalgade omadused liigirikkuse tõustes konvergensile ja

seega niššide kattuvusele. Roomava kasvuvormiga liikide lehe eripind (SLA) ja fotosünteesiaktiivsus muutus rosetjalt kasvavatele liikidele sarnaseks (Lipowsky 2015). Juurte plastilisuse mõju kooslusele töötab samuti läbi mitme eri mehhanismi. Läbi erinevate mehhanismide on juurte plastilisusel võimalik konkurentsi nii suurendada kui ka vähendada. Juurte võime kiiresti vahuda ja jõuda esimesena toitainerohkesse piirkonda mullas annab suure konkurentsielise. Samas võivad taimed ka ennetavalt konkurentsi vältida, kasvatades juuri veel hõivamata aladele. Sel moel võimaldab plastilisus edukalt naabritega kohaneda ja nendega stabiilselt koeksisteerida (de Kroon 2012). Ressursikasutuse plastilisus on üks nišše eristavatest mehhanismidest, mille abil suudavad koeksisteerivad liigid eri ressursse kasutada. Ashton ja teised (2010) leidsid, et neljal sarnast kasvukohta eelistaval taimeliigil on fundamentaalse niši ehk ilma konkurentideta kasvukeskkonna korral väga sarnane mullas leiduva lämmastiku keemilise vormi eelistus. Realiseerunud nišis ehk koos konkurentidega kasvades taimeliikide eelistused muutusid. Lisaks leidsid nad, et tugevamatel konkurentidel on võimsam lämmastiku eri keemiliste vormide omastamise plastilisus kui nõrgematel konkurentidel. Nõrkadel konkurentidel ei leitud võimet ressursikasutust reguleerida. Konkureerimisvõimelisemad taimed suurendasid mullas kõige levinuma lämmastiku vormi omastamist. Kuigi nõrgad konkureerijad ei ole ressursikasutuses plastilised, jääb neile tänu naabrite plastilistele omadustele spetsialiseeruda enimlevinud ressursile rohkem vähemlevinud ressursse.

Morfoloogiline plastilisus võimaldab tohutut liigisisest taimeomaduste varieeruvust. Seega võib taimede kooselu ja plastilisust puudutavaid küsimusi vaadelda ka läbi taimeomaduste varieeruvuse. Nagu ka taimede plastilisus, on liigisisene omaduste varieeruvus tihti taimede kooselu puudutavates uurimistes kahe silma vahele jäetud, kuid oluline osa elurikkusest, olles ilmselt olulise mõjuga liikide koeksisteerimisele ja kohalikule liigifondile (Violle et al. 2012; Bolnick et al. 2011; Kunstler et al. 2016; Abrams 1995; Lipowsky 2015). On leitud, et 25% taimekoosluste sisesest ning 32% taimekoosluste vahelistest omaduste varieeruvusest on tänu liigisisesele varieeruvusele (Siefert et al. 2015). Taimeomaduste liigisisene varieeruvus on loodusliku valiku jaoks toormaterjal, seega evolutsiooniteooria põhivõti. Eksitav on arvata, et liigisised isendid on väljavahetatavad, kuid kahjuks vaadeldakse kooslusi puudutavates uurimustes liigisiseseid isendeid tihti ühtse tervikuna (Bolnick et al. 2011). Liigisisene omaduste varieeruvus mõjub taimede koeksisteerimisele mitmel eri viisil. On leitud, et liigisisene omaduste varieeruvus mõjub liigirikkusele pigem halvasti, sest

konkureerimisvõime liigisisene varieeruvus suurendab dominantide edu ning liigisisene nišivariatsioon vähendab liikide vahelisi nišierinevusi (Hart et al. 2016). Samas on leitud, et liigisisene omaduste varieeruvus edendab liikide kooseksisteerimist, aidates liikidel sobituda mitmete erinevate biootiliste ja abiootiliste keskkonnaelementidega. Lisaks suurendab liigisisene omaduste varieeruvus nišside diferentseerumist ning edendab seeläbi taimede kooseksisteerimist (Jung et al. 2010). On ka tõendeid, et liigisisene varieeruvus ei mängi koosluste koostamise seaduspärasustes olulist rolli. Taimeomaduste liikide-vaheliste erinevuste suurenedes konkurents küll vähenes, kuid väga vähe (Kunstler et al. 2016). Analüütiliselt on leitud, et liigisisene varieeruvus võib kooseksisteerimisele küll kaasa aidata, kuid võib elurikkuse säilitamiseks reaalsetes ökosüsteemides suhteliselt ebaoluline olla (Lichstein et al. 2007). Samuti on arvamusi, et lühiajaliselt mängib taimeomaduste plastilisus koosluste koostamise seaduspärasustes väga olulist rolli, kuid pikemas perspektiivis ei ole võimalik tulemit ette ennustada (Bolker et al. 2003).

Eesti niiduökosüsteemides läbi viidud katsetest järeldub, et rohumaadel, kus kasvavatel liikidel on suhteliselt suurem morfoloogiline plastilisus, on võsude tihedus ruutmeetri kohta märkimisväärselt kõrgem. Lisaks kasvab seal ka rohkem liike pindalaühiku kohta (Lepik et al. 2005). Tulemused viitavad, et võsu plastilisus valguse kättesaadavusele on oluliseks teguriks taimede edukale kooseksisteerimisele ning liigirikkusele. Autorid pakkusid välja, et plastilisus edendab võsude kooseksisteerimist läbi võsude kasvamistiheduse suurenemise. Esiteks vähendab plastilisus taimede suremust, lubades muutuvate keskkonnatingimustega paremini kohaneda. Teiseks vähendab plastilisus tihedas kasvukeskkonnas konkurentsist tulenevat asümmeetriat, lubades taimedel konkurentsitiheda olukorraga kohaneda ning näiteks vähem haruneda ning hoopis pikkuskasvu panustada (Lepik et al. 2005). Hiljem leiti, et võsude kasvamistihedus ei pruugi olla elurikkuse võtmelemendiks. Liigirikkuse ja võsu morfoloogilise plastilisuse vahel on lisaks võsude tiheduse kaudu vahendatud seose ka väike, aga pidev otsene seos võsu keskmise plastilisuse ja liigirikkuse vahel (Lepik ja Zobel 2015).

1.3 Uurimusliku osa sissejuhatus

Eelnevate Eesti loopealsetel läbi viidud katsete, kus leiti taimede kooseksisteerimist edendav seos taimede morfoloogilise plastilisuse ja elurikkuse vahel (Lepik et al. 2005; Lepik ja Zobel

2015) edasiarenduseks on kontrollitud tingimustes ehk kasvuhoones läbi viidud katse. Idee oli luua eksperiment, mis aitaks leida seoseid erinevas määras plastiliste liikide kooseksisteerimise dünaamikas. Täpsemalt huvitas meid, kas plastilisemad liigid on võimelised üksteisega konkureerimise asemel omavahel koostööd tegema ning üksteist välja tõrjumata üksteise läheduses ühtlaselt kasvama. Selleks oli vaja kasvatada taimi võimalikult mitmest liigist, mille morfoloogiline plastilisus oli juba varasemalt teada (Lepik et al. 2005). Igasse potti kavatseti kasvama panna korraga kaks erinevat liiki ning hiljem mõõta taimeisendite erinevaid parameetreid, nagu näiteks pikkuskasvu, lehtede arvu ning kuivkaalu, mille põhjal arvutada ühe poti keskmine ühtlus.

Uurimistöös on püstitatud hüpotees: suurem potis kasvavate liikide keskmine plastilisus viitab suuremale elurikkusele. Elurikkus koosneb kahest komponendist- ühtlusest (*evenness*) ning liikide arvust. Liikide arv on selle uurimistöö tarbeks läbi viidud katses alati konstantne, seega viitab eksperimendi käigus leitud ühtlus otseselt elurikkusele ning aitab mõista plastilisuse ja elurikkuse vahelist seost.

2. Materjal ja metoodika

2015 suvel korjasime mitmel korral koos Susanna Vainuga mitmete erinevate taimeliikide seemneid. Korjasime seemneid Hanila vallas, suuremas osas Laelatu puisniidult. Seemnekorjeks sai valitud just Laelatu puisniit, sest M. Lepiku ja K. Zobeli taimede plastilisuse uurimise idee ja tulemused on saanud alguse sealt samast väliuuringutest. Seejärel stratifitseerisin seemned ehk asetasin need kolmeks kuuks külmkappi, mille temperatuur oli +4. Kevadel viisin läbi seemnete idanemiskatse ning koos juhendajaga tegime lõpliku liikide valiku. Välja sai valitud 16 liiki, mille morfoloogiline plastilisus oli teada. Võimalikkuse piires püüdsime valida võrdselt nii rohundeid kui kõrrelisi, proportsionaalselt plastilisi ning mitteplastilisi liike (vt lisa 1). Valitud liigid olid lõhnav maarjahein (*Anthoxanthum odoratum*), sulg-aruluste (*Brachypodium pinnatum*), kerahein (*Dactylis glomerata*), punane aruhein (*Festuca rubra*), harilik angervaks (*Filipendula ulmaria*), angerpist (*Filipendula vulgaris*), ojamõõl (*Geum rivale*), kare seanupp (*Leontodon hispidus*), longus helmikas (*Melica nutans*), harilik sinihelmikas (*Molinia caerulea*), põldtimut (*Phleum pratense*), süstlehine teeleht (*Plantago lanceolata*), keskmine teeleht (*Plantago media*),

ahtalehine nurmikas (*Poa angustifolia*), harilik käbihein (*Prunella vulgaris*) ja värvi-paskhein (*Serratula tinctoria*).

Kevade lõpus külvasin seemned kasvuhoonesse steriliseeritud liivaga täidetud alustesse. Istutasin koos Susanna Vainu ja Sirgi Saare abiga idanenud seemikud pottidesse, mis olid täidetud liiva ning Laelatult pärit mulla seguga (vahekorras üks osa mulda, kaks osa kvartsliaiva), matkimaks taimede loomulikku kasvukeskkonda, eriti mis puutub mulla mikroobikooslusse. Igasse 1,2 liitrisesse 13cm diameetriga potti istutasime ümber neli seemikut, diagonaalselt kaks ühest liigist ning kaks teisest liigist, paarisentimeetriste vahedega üksteisest ning pottide äärtest. Iga liigipaari külvasime kolm kordust. Ideaalis oleks iga liik iga teise liigiga paaris olnud, kuid mõningate liikide seemned ei idanenud piisavas koguses või ei olnud piisavalt seemneid. Kokku istutasime 285 potti 1140 taime. Kastsime taimi regulaarselt iga päev, katse käigus tõstsin potte viiel korral juhuslikus järjekorras ümber, vältimaks kasvuhoone keskkonnast tulenevaid võimalikke kasvuerinevusi. Taimed kasvasid kuni esimeste isendite õitsema minekuni, ligikaudu kolm kuud. Seejärel mõõtsime iga eksemplari loomuliku pikkuskasvu, asetades joonlaua mullapiirile ning märkides ära võsu kõrgeima punkti. Loendasime üle ka võsude arvu, misjärel lõikasime taimede maapealse osa kääridega mullapiirilt ning asetaskime iga eksemplari eraldi ajalehtede vahele. Seejärel mõõtsin joonlauaga taimede väljasirutatud pikkuskasvu ning loendasin ka lehtede arvu. Kuivatasin taimi kuivatuskambris 48h 75°C juures, misjärel kaalusin iga eksemplari kuivkaalu 0,001g täpsusega (Kern AEJ 200-4 CM).

Töös kasutati juba eelnevalt Lepik et al. (2005) poolt eksperimentaalselt leitud hinnanguid ülalnimetatud liikide morfoloogiline plastilisuse kohta valguse kättesaadavusele, mis on arvutatud valemiga

$$P = (P_{LA}^2 + P_{LN}^2)^{0,5},$$

kus P_{LA} on keskmine lehepindala plastilisus ja P_{LN} keskmine lehtede arvu plastilisus (Lepik et al. 2005). Lisaks kasutasin mitmeid morfoloogilise plastilisuse alaliike: keskmine lehtede arvu plastilisus (isendi kohta), keskmine lehepindala plastilisus (isendi kohta), keskmine lehepikkuse plastilisus, lehe eripindala plastilisus ning juur:võsu allokatsiooni plastilisus (Mari Lepik, avaldamata andmed).

Lisaks olen kasutanud statistiliseks analüüsiks parameetreid „keskmise plastilisuse“ ja „plastilisuste vahe“. Keskmise plastilisuse on ühe poti piires kahe liigi aritmeetiliselt keskmine plastilisus. Suur keskmine plastilisus tähendab, et potis kasvavad koos plastilised liigid, väike keskmine plastilisus näitab, et ühes potis on kasvanud vähemplastilised liigid. Parameeter plastilisuste vahe on plastilisuste erinevus ühes potis kasvanud liikidel. Suure plastilisuse vahetega pott tähendab, et potis on koos kasvanud kaks liiki, mille plastilisuste erinevus on suur. Väike plastilisuste vahe viitab sarnase plastilisuse näitajatega liikidele, olgu need kaks liiki siis väheplastilised või plastilised.

Sõltuvaks muutujaks on siin uurimistöös ühtlus. Ühtlus (*evenness*) on taksonoomilise mitmekesisuse ehk elurikkuse üks komponentidest. Ühtlus on arvutatud valemiga

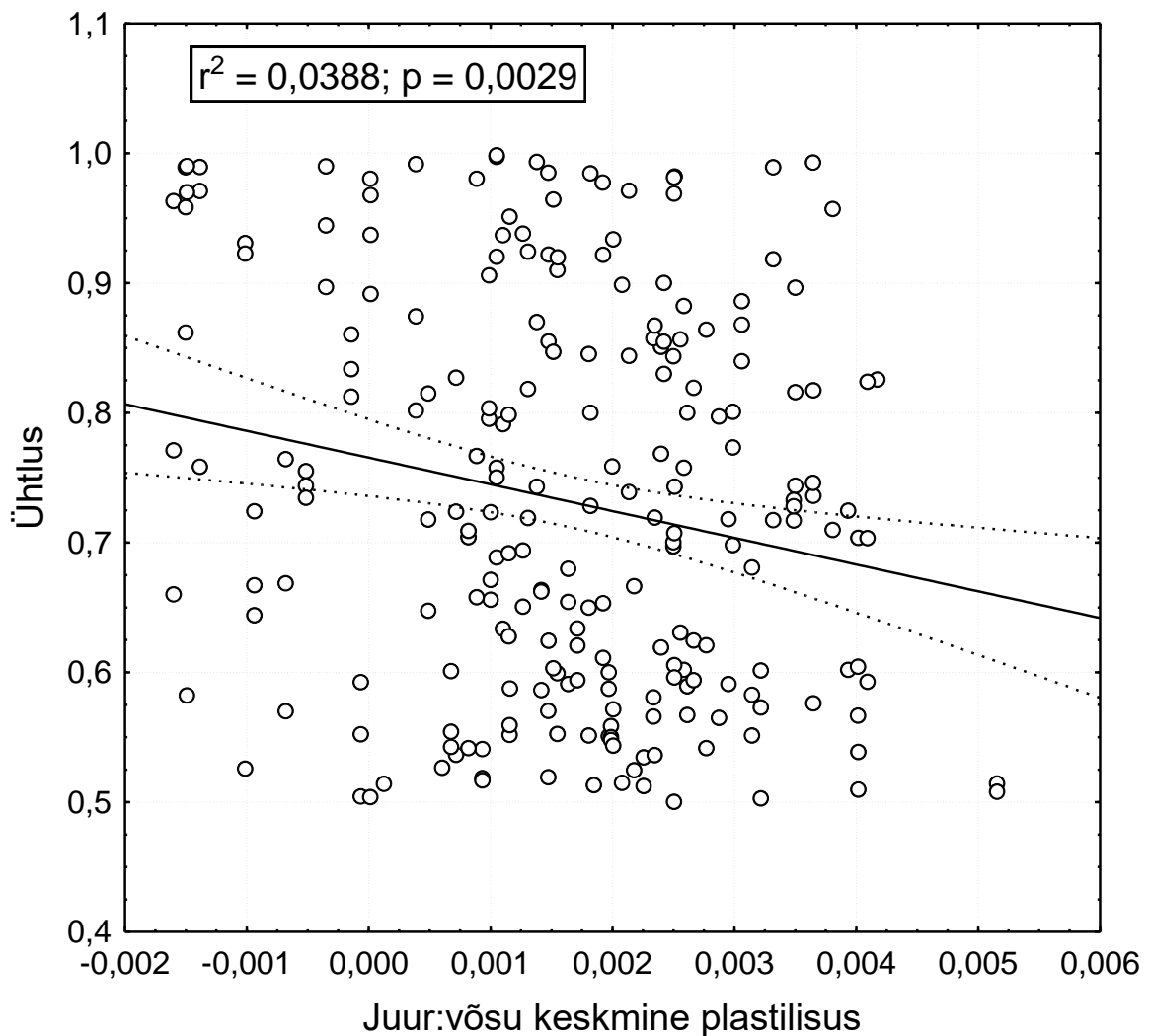
$$E = N_2/N_0,$$

kus N_2 on Hilli diversiteedi-indeks (sisuliselt Simpsoni dominantsusindeksi pöördväärtus $1/\lambda$) ja N_0 on liikide arv (Alatalo 1981). Teine elurikkuse komponent on liikide arv, mis selles uurimistöös iga poti piires oli alati konstantne (kaks). Seega viitab siin töös olev ühtlus otseselt elurikkusele. Ühtlus on põhimõtteliselt taimeisendite biomasside ühtlus. Väiksem ühtlus tähendab ühes potis kasvavate kahe liigi biomassi suurt erinevust. Suurem ühtlus tähendab seega kahe konkureeriva liigi sarnast biomassi.

Statistiliseks analüüsiks kasutasin programmi STATISTICA 7 (StatSoft Inc. 2007). Ühtluse ja plastilisuste näitajate seose leidmiseks sooritasime koos juhendajaga regressioonanalüüsid. Plastiliste liikide domineerimise analüüsimiseks kasutasime χ^2 -testi. Plastilise liigi domineerimise ja ühtluse seose leidmiseks kasutasime ANOVA analüüsi.

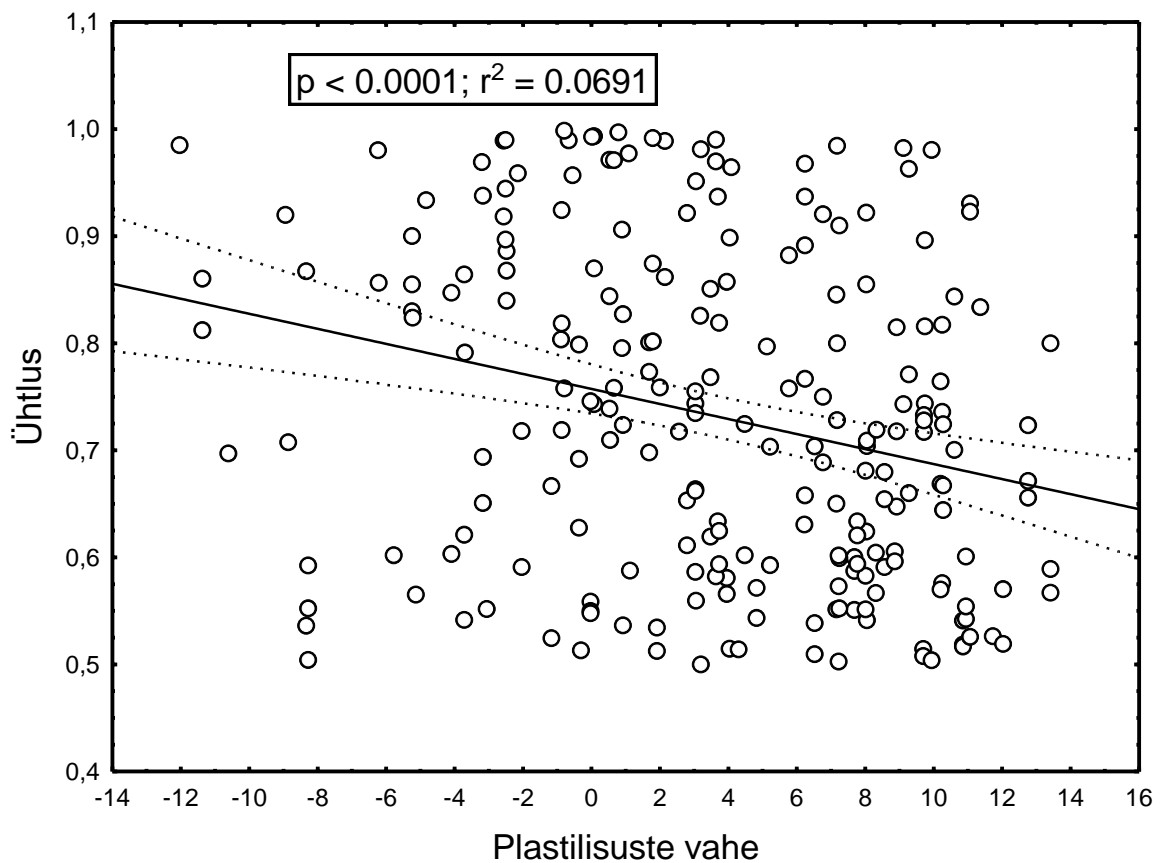
3. Tulemused

Põhihüpotees „suurem potis kasvavate liikide keskmine plastilisus viitab suuremale elurikkusele“ ei leidnud kinnitust ($p=0.2237$; $r^2=0.0066$). Ainus keskmine plastilisuse tulemus, mis hüpoteesiga seostub, on juur:võsu allokatsiooni keskmine plastilisuse ja ühtluse vaheline seos, mis on oodatule vastupidine. Nimelt selgus, et suurem juur:võsu suhte plastilisus viitab väiksemale ühtlusele ja seega ka väiksemale elurikkusele (joonis 1). Üldistatult näitab tulemus, et keskkonnas, kus kasvavad plastilisemad liigid, on väiksem elurikkus.

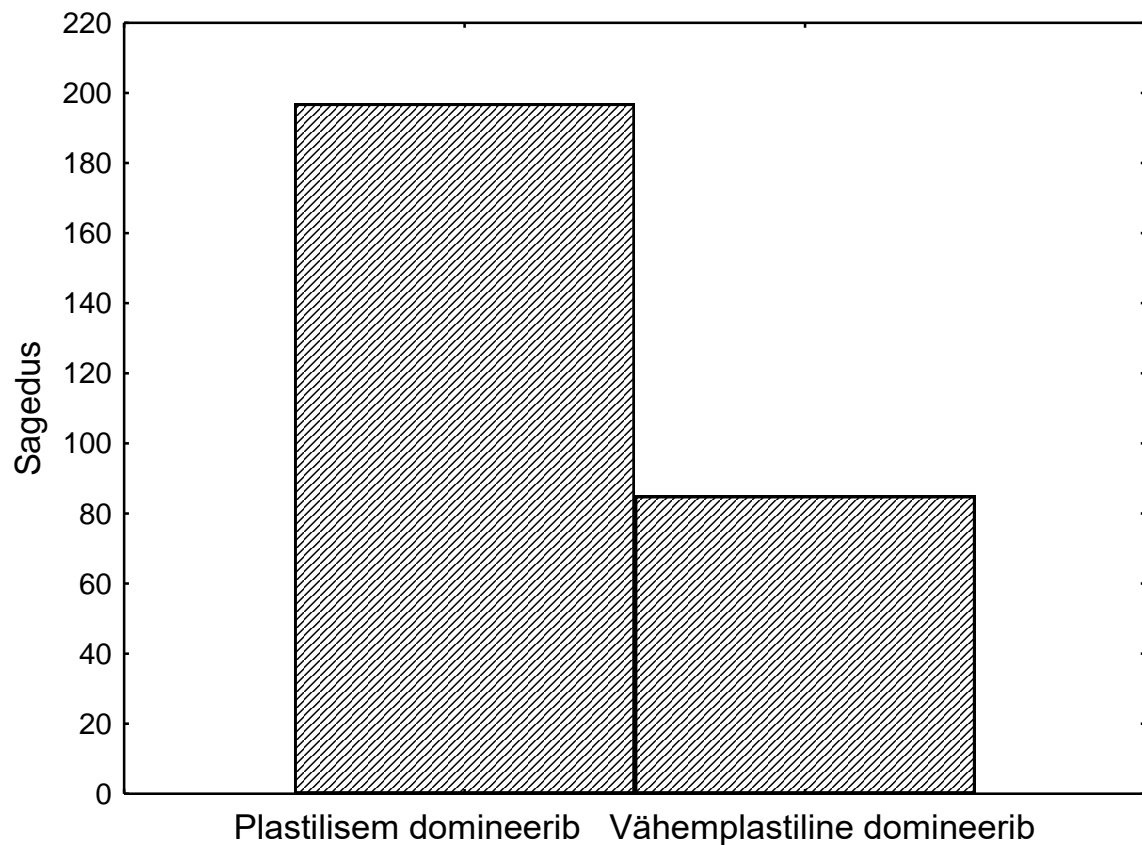


Joonis 1. Juur:võsu suhte keskmise plastilisuse ja ühtluse vaheline seos. Juur:võsu keskmine plastilisus näitab potis kasvavate taimede aritmeetiliselt keskmist juur:võsu plastilisust. Juur:võsu suhte plastilisus näitab taime võimekust suunata ressursse vastavalt vajadusele kas juurtesse või võsusse ehk maapealsesse osasse. Ühtlus on elurikkuse üks komponentidest, see näitab, kui võrdsed on potis kasvava kahe liigi biomassid. Graafikust selgub, et mida suurem on juur:võsu keskmine poti plastilisus, seda väiksem on ühtlus.

Hüpoteesist edasi liikudes leidsime, et teatud ennustusjõud on parameetril „plastilisuste vahe“ (s.t. kahe samas potis kasvanud taimeliigi plastilisuste erinevus). Tulemustest selgus, et mida suurem plastilisuste vahe, seda väiksem on ühtlus ($p < 0.0001$; $r^2 = 0.0691$) (joonis 2). Seal, kus olid koos plastiliselt väga erinevad liigid, võis domineerida ehk suuremat biomassi omada nii plastilisem kui ka vähem plastiline liik, kuid analüüs näitab, et tõenäosus domineerida on just plastilisel liigil. Nimelt saavutas plastilisem liik dominatsuse üle kahe korra suurema sagedusega kui vähem plastiline liik ($\chi^2 = 44.48$; $p < 0.0001$) (joonis 3).

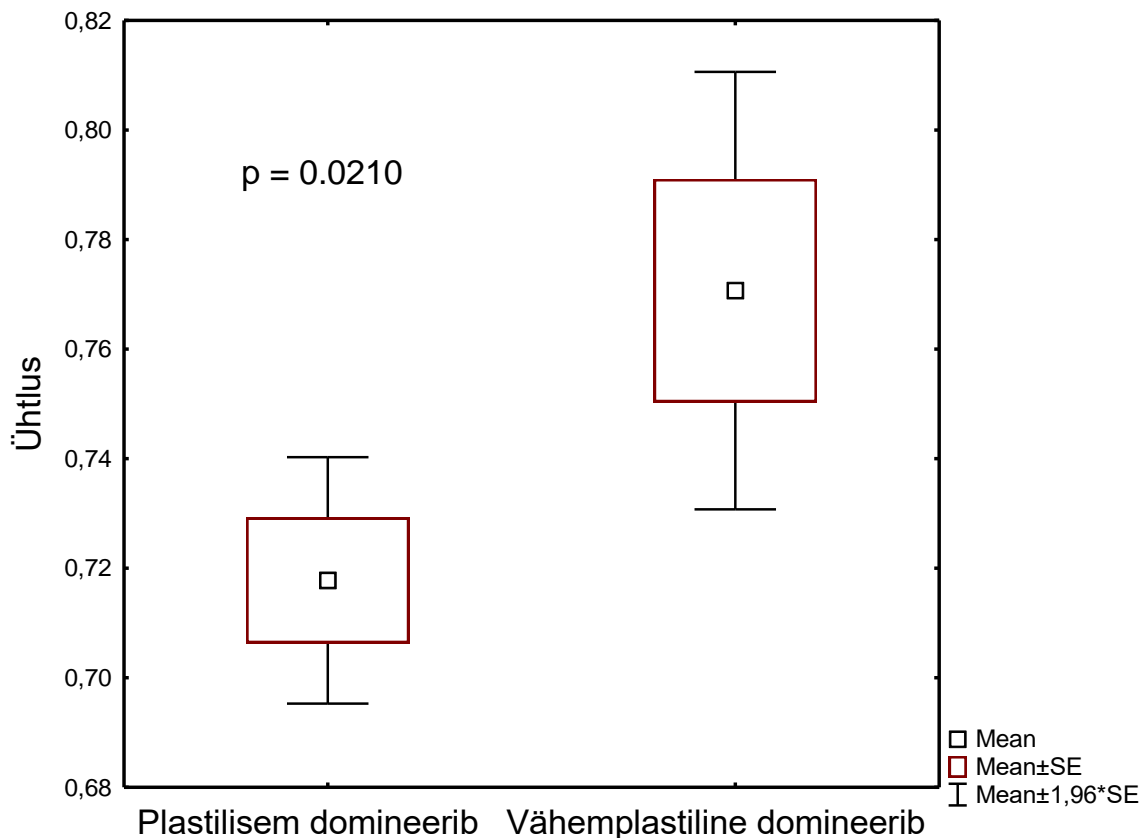


Joonis 2. Plastilisuste vahe ja ühtluse vaheline seos. Graafikust selgub, et mida suurem on plastilisuste vahe, seda väiksem on ühtlus. Plastilisuste vahe on ühes potis kasvanud kahe liigi plastilisuste vahe. Miinusmärgiga plastilisuste vahe tähendab, et potis kasvaval vähem plastilisel liigil oli suurem biomass. Positiivne plastilisuste vahe tähendab, et suurem biomass oli plastilisemal liigil. Kõige väiksem ühtlus oli pottides, kus plastilisuste vahe oli suur ning kahest potis kasvavast liigist domineeris ehk omas suuremat biomassi plastilisem. Kõige suurem ühtlus oli pottides, kus plastilisuste vahe oli väike ning kahest liigist domineeris vähemplastiline. Y-teljel olev ühtlus on elurikkuse üks komponentidest, see näitab, kui võrdsed on potis kasvava kahe liigi biomassid.



Joonis 3. Potis kasvavast kahest liigist domineerivad ehk omavad suuremat biomassi enam kui kahel korral juhtudest plastilisemad liigid ($\chi^2 = 44.48$; $p < 0.0001$). Sagedus näitab, mitmes potis vastava plastilisusega liik domineerib. Väheplastiline liik domineerib 85-s potis, plastiline liik domineerib 197-s potis.

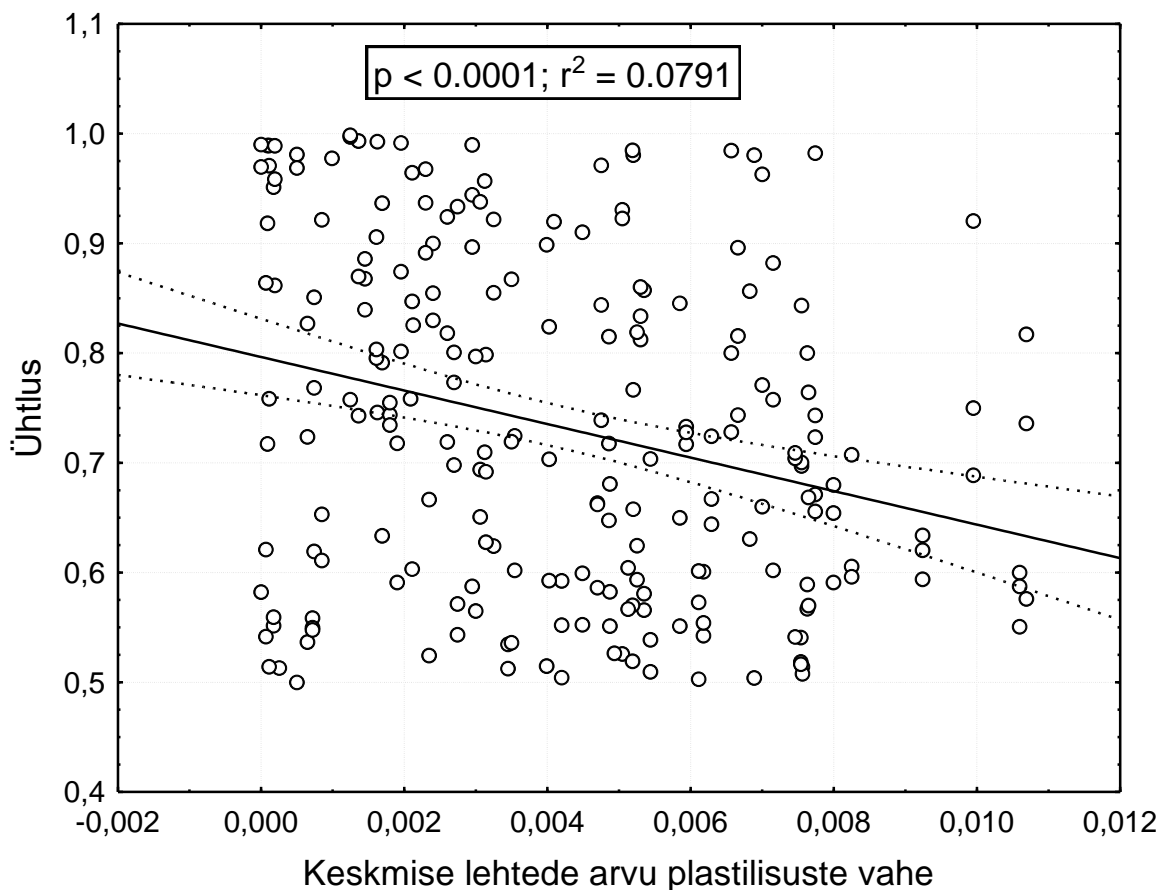
Lisaks leidsime, et pottides, kus plastilisem liik domineerib, on väiksem ühtlus kui pottides, kus domineerib vähemplastilisem liik ($p=0.0210$) (joonis 4). See tähendab, et kui potis kasvav plastilisem liik võidab, võidab ta "suuremalt", kui mõnes teises potis kasvav vähemplastilisem, kuid siiski domineeriv liik.



Joonis 4. Ühtluse seos pottidega, kus domineerib plastilisem liik ning vähemplastilisem liik. Ühtlus on elurikkuse üks komponentidest, see näitab, kui võrdsed on potis kasvava kahe liigi biomassid. Graafikult selgub, et ühtlus on väiksem, kui potis kasvavast kahest liigist domineerib ehk omab suuremat biomassi plastilisem liik. Ühtlus on suurem siis, kui potis kasvavast kahest liigist omab suuremat biomassi vähemplastilisem liik.

Kõige tugevamad plastilisuste vahe plastilisuse seosed on lehtede arvu plastilisuse ($p < 0.0001$; $r^2 = 0.0791$) ja lehtede pikkuse plastilisuste vahega ($p < 0.0001$; $r^2 = 0.0847$) (joonis 5 ja 6). Nagu ka üldise morfoloogilise plastilisuse plastilisuste vahe ja ühtluse seose korral, on nii lehtede arvu plastilisuse ja lehtede pikkuse plastilisuste vahe kasvades keskmine poti ühtlus väiksem. Oluline, kuid mitte nii tugev samapidine seos oli ka keskmise lehepindala plastilisuste vahe ja ühtluse vahel ($r^2 = 0.0453$; $p = 0.0013$).

Joonis 5. Keskmise lehtede arvu plastilisuste vahe ja ühtluse suhe. Keskmise lehtede arvu plastilisuste vahe näitab ühes potis kasvanud kahe liigi lehtede arvu plastilisuste vahet. Lehtede arvu plastilisus iseloomustab taime võimekust vastavalt vajadusele lehtede arvu reguleerida. Ühtlus on elurikkuse üks komponentidest, see näitab, kui võrdsed on potis kasvava kahe liigi biomassid. Graafikust selgub, et mida suurem keskmine lehtede arvu plastilisuste vahe, seda väiksem on ühtlus.



Joonis 6. Keskmise lehepikkuse plastilisuste vahe ja ühtluse vaheline suhe. Keskmise lehepikkuse plastilisuste vahe iseloomustab ühes potis kasvanud kahe liigi keskmise lehepikkuse plastilisuste vahet ehk erinevust. Ühtlus on elurikkuse üks komponentidest, see näitab, kui võrdsed on potis kasvava kahe liigi biomassid. Graafikust selgub, et mida suurem keskmise lehepikkuse plastilisuste vahe, seda väiksem on ühtlus.

Lisaks selgus katseanalüüsist, et pottides, kus kasvasid koos kaht eri liiki kõrrelised, oli keskmine ühtlus suurem, kui pottides, kus kasvasid rohundid koos rohunditega. Tulemus saadi, kui võeti arvesse liikide juur:võsu allokatsiooni plastilisust.

4. Arutelu

Plastiliste taimede mõju taimekoosseisule võib läbi eri mehhanismide olla nii liikidevahelist kooselu edendav kui ka takistav (Turcotte ja Levine 2016). Minu leitud tulemused näitavad, et kui juur:võsu allokatsiooni keskmine plastilisus on suurem, on ühtlus väiksem. Jääb mulje, nagu oleksid plastilised liigid agressiivsemad. See on aga vastuolus varasemate, selle uurimistöö aluseks olnud tulemustega (Lepik ja Zobel 2015), kus leiti, et seos võsude keskmise plastilisuse ja liigirikkuse vahel on positiivne ehk plastilisuse kasvades suureneb

liigirikkus. Samas ei ole siin töös leitud seos väga tugev ($r^2 = 0.0388$) ning teised keskmised plastilisused peale juur:võsu allokatsiooni plastilisuse ei näidanud olulist seost.

Kuna ühtlus on elurikkuse üks komponentidest, tähendab väiksem ühtlus suure plastilisuste vahe korral ka väiksemat elurikkust. Kui koos kasvavad plastiline ning väheplastiline taim, võib tulemuste põhjal eeldada (joonis 2), et neist plastilisem võidab, tõrjudes generatsioonide vältel vähemplastilise liigi välja. Selle tulemusel väheneb liigiline mitmekesisus. Kui aga koos kasvavad liigid, kelle plastilisus on sarnane, on oodata suuremat omavahelist kasvulist ühtlust ning läbi selle ka suuremat elurikkust. Saadud tulemuste põhjal näib, et plastilisus iseloomustab taime konkureerimisvõimet, sest plastilisemad liigid domineerivad üle kahe korra rohkematel juhtudel.

Tugevaimad plastilisuste vahe plastilisuse seosed on morfoloogilise plastilisuse alaliikidega, täpsemalt lehtede arvu plastilisuse, lehtede pikkuse plastilisuse (joonis 5 ja 6) ja keskmise lehepindala plastilisusega. Nende plastilisuse alamliikide vahe kasvades, nagu ka üldise morfoloogilise plastilisuse kasvades, on keskmine poti ühtlus väiksem. Olulised võivad olla just need morfoloogilise plastilisuse alaliigid, sest selle uurimistöö tarbeks läbi viidud katses toimus oluline osa konkurentsist maa peal. Üks potitais mulla ja liiva segu on ehk piisavalt mahukas (1,2l), et katta nelja taimeisendi toitainevajadus kolme kuu jooksul, kuid 13cm diameetrine poti läbimõõt ning teiste pottide vahetu lähedus tekitasid intensiivseima konkurentsi just valguse üle. Valguse eest konkureerimisel tuleb kasuks just fotosünteesivõimeliste taimeosade plastilisus (Mägi 2006). Mõtteenet annab, miks on võsu morfoloogilise plastilisuse alaliikide ja ühtluse vahel tugevam seos, kui üldise võsu morfoloogilise plastilisuse ja ühtluse vahel. Võib oletada, et iga plastiline liik on spetsialiseerunud ühele või mõnele konkreetsemale valguse kättesaadavust soodustavale mehhanismile.

Lisaks selgus, et kui plastilisem liik võidab, võidab ta "suuremalt". Kui potis domineeris kahest liigist vähemplastilisem, ei olnud liigi võit nii ulatuslik kui plastilisema liigi võit. See iseloomustab ilmekalt plastiliste liikide üldist võimekust. Plastilised liigid on võimelised kasvukeskkonnaga paremini sobituma (Sultan 2000). Võib oletada, et plastilisemad liigid suutsid minu loodud idanemistingimustes edukamalt idaneda. Esimeste eluetappide edukus konkurentsist on taimede edasises elukäigus väga oluline komponent ning võib osutada edu otsustavaks teguriks (Greenwood et al. 2008). Potti asetatud eri liikidest seemikute erinev

suurus võis olla määravaks teguriks edasise edu saavutamises. Katse käigus seemikute ümber istutamine võis taimeeksemplare mehhaaniliselt vigastada. Võimalik, et plastilised liigid on mehhaanilistele kahjustustele vastupidavamad ning tulevad edukamalt toime näiteks ümberistutamise tagajärjel vigastatud juurestikuga.

Selle uurimistöö tarbeks läbi viidud eksperimendi tulemuste põhjal selgus, et võsu morfoloogiline plastilisus ei mõju taimede kooseksisteerimisele edendavalt, vaid aitab hoopis plastilisematel liikidel edukamalt toime tulla. Selleks, et leida veelgi täpsemaid ja ulatuslikumaid seoseid plastilisuse ja elurikkuse vahel, tuleks edaspidiseid eksperimente läbi viia rangelt kontrollitud tingimustes. Mõistmaks, läbi mis mehhanismide plastilisus taimede kooseksisteerimist mõjutab, tuleks eksperimentides kvantifitseerida plastilisuse mõju jõududele „nišside erinevuse suhteline tugevus“ ning „keskmine liikidevaheline kohasuse erinevus“. Edukamaks plastilisuse mõju uurimiseks võib ka taimeisendite plastilisust manipuleerida ja seejärel uurida manipulatsiooni mõju konkurentsidiinamikale.

Kokkuvõte

Taimed elavad pidevas konkurentsisis, püüdes endale hõivata enim fotosünteesiliselt aktiivset päikesekiirgust, toitaineid, eesotsas lämmastikuga, ning vett. Eriti raske on olukord taimedel, kes vajavad sarnaseid ressursse ning kasvavad lähestikku. Gause reeglist tulenevalt ei suuda kaks liiki püsivalt koos eksisteerida, kui nende nišid kattuvad. Varem või hiljem sureb üks kahest sama nišši hõlmavast liigist välja. Õnneks on looduses välja kujunenud mitmed mehhanismid kooseksisteerimiseks, mis hõlbustavad taimede kooseksisteerimist. Üheks teguriks, mis kooseksisteerimist soodustab, on taimede võime olla plastiline. Plastilisus võimaldab taimedel keskkonnast tulenevate muutustega paremini kohaneda, muutes näiteks enda välist kuju ehk morfoloogiat. Plastilisus võimaldab konkurentsitihe keskkonnas taimeisendil näiteks naabrist pikemaks kasvada, sügavamad juured kasvatada, muuta toitaine-eelistust või leppida teistele alla jäädes varjulisema keskkonnaga. On aga leitud tõendeid, et plastilisus võib soodustada ka kohalikku liigirikkust, olles seega kasulik omadus ka koosluse tasandil.

Uurimistöös esitatud hüpoteesiga „suurem potis kasvavate liikide keskmine plastilisus viitab suuremale elurikkusele“ lootsime tõestada, et plastiliste liikide esinemine koosluses edendab

kohalikku elurikkust. Hüpotees ei pidanud küll paika, kuid huvitavaid tulemusi leidsime parameetriga „potis kasvavate liikide plastilisuste vahe“, mis näitas, et kui potis kasvavad koos sarnaselt plastilised taimed, on elurikkus suurem kui siis, kui koos kasvavad väheplastiline ning plastiline liik.

Summary

Plants live in constant competition, trying to possess optimal amount of photosynthetically active radiation, nutrients, especially nitrogen, and water. The competition is especially hard for plants who require similar resources and grow close together. Accordingly to Gause's law, two species cannot live together permanently if their niches overlap. Sooner or later, one of the two species occupying the same niche, becomes extinct. Fortunately, many coexistence mechanisms have evolved in nature, which allow species to coexist over long periods of time. One factor, which can also promote species coexistence, is plasticity. Plasticity allows plants to adjust to environmental changes by, for example, changing their outer structure, also known as morphology. For example, in competitive environment, plasticity allows a plant to grow taller than its neighbours and acquire more light, grow longer roots in nutrient poor soil, change its nutrient preference or accept being shaded when dominated by strong competitors by growing in the shade and focusing on other tasks then trying to overgrow its neighbours. Plasticity has been found useful also at the community level, promoting coexistence and therefore species diversity. The purpose of this research besides describing plasticity and how it affects species coexistence is to experimentally find how species, different in the degree of plasticity, communicate and respond to each other. We hypothesized that greater plasticity between neighbours refers to greater species diversity. Although this hypothesis was overruled, we found other interesting results with parameters such as the difference in the degree of plasticity within a pot. It showed that when the degree of plasticity was similar between species, mean evenness and therefore biodiversity was greater than when plants which differed greatly in their degree of plasticity grew together.

Tänuavaldused

Tänan enda juhendajat, Kristjan Zobelit, vabaduse eest iseseisvalt mõelda ja töötada ning võimaluse eest enda nina teadusesse pista juba esmakursuslasena. Tänan Siim Nettanit, kes aitas mind, arutledes tekkinud küsimuste üle ning kes ka vabatahtlikult minu uurimistöö üle vaatas. Tänan Susanna Vainu, kes aitas mind nii nõu kui ka jõuga- mitmel korral Laelatul seemnete korjamisega, pottidesse seemikute ümber istutamisega kui ka katse maha võtmisega, kastis mu taimi kui ma ise ei saanud ning vastas kiirelt töö käigus tekkinud küsimustele. Tänan ka Sirgi Saart, kes oli samuti suureks abiks oma nõuga uurimistöö viimistlemisel ja jõuga nii katse ülespanekul kui ka maha võtmisel ning kes kastis minu eemalolekul katse käigus hoolsalt taimi.

Kasutatud kirjandus

- Abrams PA (1995) Implications of Dynamically Variable Traits for Identifying, Classifying, and Measuring Direct and Indirect Effects in Ecological Communities. *The American Naturalist* 146: 112–134
- Agrawal AA (2001) Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294: 321–326
- Alatalo RV (1981) Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* 37: 199–204
- Alpert P, Simms EL (2002) The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* 16: 285–297
- Ashton IW, Miller AE, Bowman WD, Suding KN (2010) Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. *Ecology* 91: 3252–3260
- Bolker B, Holyoak M, Křivan V, Rowe L, Schmitz O (2003) Connecting theoretical and empirical studies of trait-mediated interactions. *Ecology* 84: 1101–1114
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araújo MS, Bürger R, Levine JM, Novak M, Rudolf VH, Schreiber SJ, Urban MC, Vasseur DA (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology & evolution* 26: 183–192
- Bradshaw AD (1965) Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115–155
- Chapin, FS III (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Ann Rev Ecol Syst* 11: 233–260
- Chesson P (2000) Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–358
- de Kroon H, Hendriks M, van Ruijven J, Ravenek J, Padilla FM, Jongejans E, Visser EJ, Mommer L (2012) Root responses to nutrients and soil biota: drivers of species coexistence and ecosystem productivity. *Journal of Ecology* 100: 6–15
- Ericsson T (1995) Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant and soil* 168: 205–214

Gage DJ, Margolin W (2000) Hanging by a thread: invasion of legume plants by rhizobia. *Current opinion in microbiology* 3: 613-617

Gause GF (1934) Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79: 16-17

Greenwood MS, O'Brien CL, Schatz JD, Diggins CA, Day ME, Jacobson GL, White AS, Wagner RG (2008) Is early life cycle success a determinant of the abundance of red spruce and balsam fir? *Canadian journal of forest research* 38: 2295-2305

Griesemer JR (1992) Niche: historical perspectives. *Keywords in evolutionary biology* 231-240

Hart SP, Schreiber SJ, Levine JM (2016) How variation between individuals affects species coexistence. *Ecology letters* 19: 825-838

Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp* 22:415-427

Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145-159

Jung V, Violle C, Mondy C, Hoffmann L, Muller S (2010) Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of ecology* 98: 1134-1140

Keddy PA (1989) *Competition*. Springer, Netherlands

Kraft NJ, Godoy O, Levine JM (2015) Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 797-802

Kunstler G, Falster D, Coomes DA, Hui F, Kooyman RM, Laughlin DC, Poorter L, Vanderwel M, Vieilledent G, Wright SJ, Aiba M (2015) Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529: 204-207

Lepik M, Liira J, Zobel K (2005) High shoot plasticity favours plant coexistence in herbaceous vegetation. *Oecologia*, 145: 465-474

Lepik M, Zobel K (2015) Is the positive relationship between species richness and shoot morphological plasticity mediated by ramet density or is there a direct link? *Oecologia* 178: 867-873

- Levins R (1968) *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton
- Li L, Weiner J, Zhou D, Huang Y, Sheng L (2013) Initial density affects biomass–density and allometric relationships in self-thinning populations of *Fagopyrum esculentum*. *Journal of Ecology* 101: 475-483
- Lichstein, JW, Dushoff J, Levin SA, Pacala SW (2007) Intraspecific variation and species coexistence. *The American Naturalist* 170: 807-818
- Lipowsky A, Roscher C, Schumacher J, Michalski SG, Gubsch M, Buchmann N, Schulze ED, Schmid B (2015) Plasticity of functional traits of forb species in response to biodiversity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17: 66-77
- Morgan DC, Smith H (1979) A systematic relationship between phytochrome-controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural radiation. *Planta* 145: 253-258
- Märi M (2006) Kahe maarjalepa (*Agrimonia*) liigi morfoloogiline plastilisus looduslikul valgusgradiendil. Magistritöö
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso MV, Dantas V (2015) A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18: 1406–1419
- StatSoft Inc. (2007) STATISTICA. Andmeanalüüsi tarkvara, versioon 7.0
- Sultan SE (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in plant science* 5: 537-542
- Stoll P, Prati D (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82: 319-327
- Turcotte MM, Levine JM (2016) Phenotypic Plasticity and Species Coexistence. *Trends in Ecology & Evolution* 31: 803–813
- Villems R. Loengukursus evolutsioonilisest bioloogiast. <http://www.ebc.ee/loengud/evol/> 20.05.2017

Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier J (2012) The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 244–252

Weiner J (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 6: 207-215

Wells CL, Pigliucci M (2000) Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3: 1-18

Wijesinghe DK, Hutchings MJ (1997) The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: an experimental study with *Glechoma hederacea*. *J. Ecol* 85: 17–28

Lisad

Lisa 1. Koos kasvavad liigipaarid, analüüsi arvesse võetud pottide ning taimeeksemplaride arv. Ülemisest reast kulgevatest veerudes on välja toodud pottide arv, mis iga liigipaari kohta analüüsi tarbeks arvesse võeti. Samasuguse liigipaariga potte istutati kolmes korduses, seega varieerub arvesse võetud pottide arv nulli ja kolme vahel Arvesse läksid kõik potid, kus mõlemast liigist oli vähemalt üks esindaja katse lõpuks elus. Vasakpoolsest veerust kulgevad read näitavad iga liigi eksemplaride arvu, mis katse lõpuks elus oli. Esimene number käib vasakul ülevalt alla kulgevas veerus oleva liigi kohta, teine number käib üleval reas oleva liigi kohta. Tühi ruut tähendab, et vastavat liigipaari ei olnud taimse materjali vähesuse tõttu võimalik koos kasvatada.

Lühenditele vastavad liikide ladinakeelsed täisnimed on *Anthoxanthum odoratum* (Ant odo), *Brachypodium pinnatum* (Bra pin), *Dactylis glomerata* (Dac glo), *Festuca rubra* (Fes rub), *Filipendula ulmaria* (Fil ulm), *Filipendula vulgaris* (Fil vul), *Geum rivale* (Geu riv), *Leontodon hispidus* (Leo his), *Melica nutans* (Mel nut), *Molinia caerulea* (Mol cae), *Phleum pratense* (Phl prat), *Plantago lanceolata* (Pla lan), *Plantago media* (Pla med), *Poa angustifolia* (Poa ang), *Prunella vulgaris* (Pru vul) ja *Serratula tinctoria* (Ser tin).

	Fil ulm	Ser tin	Fil vul	Pru vul	Leo his	Geu riv	Pla med	Pla lan	Mel nut	Mol cae	Bra pin	Poa ang	Ant odo	Dac glo	Phl prat	Fes rub
Fil ulm		3	3	1	0	1	3	3	0	3		3	2	3	3	1
Ser tin	6/5		3	3	3	3	3	3	3	3		3	3	3	3	3
Fil vul	3/5	5/6		0	1	3	2	2		2		2	2	0	3	3
Pru vul	1/5	3/6	0/1		0			2		1		0		0		0
Leo his	2/1	5/6	5/1	3/0		2	2	3	3	3		3	3	3	2	3
Geu riv	1/1	4/6	6/5		3/5		0	2		3		3		2	1	3
Pla med	4/4	5/6	4/3		4/4	0/0		0		3		3		2	1	1
Pla lan	5/4	6/6	6/2	4/4	6/5	5/3	4/0		3	3	3	3	3	3	3	3
Mel nut	6/0	6/6			6/4			6/5		3		3		3		3
Mol cae	6/4	6/6	6/2	6/1	6/6	6/4	6/5	6/6	6/6			3	3	3	3	3
Bra pin								6/5				3		3		
Poa ang	6/5	6/5	6/4	6/0	6/6	6/6	6/3	5/6	6/4	6/6	6/6		3	3	3	3
Ant odo	6/3	6/6	6/4		6/5			6/6		6/6		6/6		3		3
Dac glo	6/3	6/6	4/0	4/0	6/5	6/3	6/4	6/6	6/6	6/6	6/6	6/6	6/5		3	3
Phl prat	6/3	6/6	6/5		5/2	6/1	6/1	6/6		6/6		6/5		6/5		3
Fes rub	6/1	6/6	6/3	6/0	6/6	6/5	6/1	6/6	6/6	6/6		6/6	6/6	6/6	6/6	

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Hanna Kaarin Hermlin,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
Võsu morfoloogilise plastilisuse mõju rohttaimede kooseksisteerimisele,

mille juhendaja on Kristjan Zobel,

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil,
sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja
lõppemiseni;
- 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas
digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega
isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **20.05.2016**